昆虫学报 *Acta Entomologica Sinica*, September 2013, 56(9): 982－988 ISSN 0454-6296

中华通草蛉自然越冬成虫在长、短光周期下滞育解除中体内相关酶活力变化

陈珍珍[1]，宋 暖[1]，郭亚楠[3]，于金凤[1]，印象初[1]，张 帆[2]，许永玉[1,*]
（1. 山东农业大学植物保护学院，山东泰安 271018；2. 北京市农林科学院植物保护环境保护研究所，北京 100089；
3. 山东省聊城市林业局森保站，山东聊城 252000）

摘要：光周期信号在昆虫的环境适应中发挥着重要作用，昆虫能够通过感受光周期的变化来调节体内生理生化过程，以适应环境的变化。为明确光周期对中华通草蛉 *Chrysoperla sinica* 越冬成虫滞育解除过程中酶活力的影响，本研究测定了长光周期(15L∶9D)和短光周期(9L∶15D)条件下，成虫体内过氧化氢酶(CAT)、超氧化物歧化酶(SOD)、Na^+K^+-ATP 酶和乳酸脱氢酶(LDH) 4 种重要酶活力的变化。结果表明：中华通草蛉雌、雄成虫 CAT 活性在长光周期处理 5 d 达最高值后呈下降趋势；短光周期处理 CAT 活性在处理 5 d 达最高值，且高于长光周期处理，在处理 10 d 迅速下降至最低值，且均显著低于长光周期处理的 CAT 活性($P=0.005$)，后迅速上升并在处理 15 d ($P<0.05$)和 20 d ($P<0.005$)活性显著高于长光周期处理。雌、雄成虫 SOD 活性在长光周期下处理 10 d 达最高值，且显著高于对照($P<0.001$)，且除处理 5 d 雄虫 SOD 活性与对照无显著性差异外($P=0.558$)其余处理活性均显著低于对照($P<0.05$)。雌成虫长光周期处理 5 d 的 SOD 活性显著低于短光周期($P<0.001$)，其余处理活性均显著高于短光周期；雄成虫长光周期下处理的 SOD 活性均高于短光周期下，且处理 5 d ($P=0.04$)，15 d ($P<0.001$)和 20 d ($P=0.003$)的活性差异显著。两种光周期条件下雌、雄成虫 Na^+K^+-ATP 酶活性随处理时间延长呈上升-下降-上升趋势，且均显著高于处理 0 d 成虫酶活性($P<0.001$)；短光周期处理不同时间 Na^+K^+-ATP 酶活性均高于长光周期处理，且除雄成虫处理 15 d 无显著性差异($P=0.142$)外，其余均差异显著($P<0.05$)。两种光周期条件下雌、雄成虫 LDH 活性随处理时间延长呈下降趋势，且均显著低于对照($P<0.001$)。中华通草蛉越冬成虫在长、短两种光周期条件下体内酶活力的差异可能是影响两种光周期下成虫滞育解除过程中体内不同生化物质含量与生殖状态的重要因子。

关键词：中华通草蛉；越冬成虫；滞育解除；光周期；过氧化氢酶；超氧化物歧化酶；Na^+K^+-ATP 酶；乳酸脱氢酶
中图分类号：Q968 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2013)09-0982-07

Activity changes of four enzymes in naturally overwintering adults of *Chrysoperla sinica* (Neuroptera: Chrysopidae) during the process of diapause termination under long and short photoperiods

CHEN Zhen-Zhen[1], SONG Nuan[1], GUO Ya-Nan[3], YU Jin-Feng[1], YIN Xiang-Chu[1], ZHANG Fan[2], XU Yong-Yu[1,*] (1. College of Plant Protection, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China; 2. Institute of Plant and Environment Protection, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Science, Beijing 100097, China; 3. Station of Forest Protection, Liaocheng Forest Bureau, Liaocheng, Shandong 252000, China)

Abstract: Photoperiodic cues play important roles in insect environmental adaption, and insects can regulate their physiological processes to adapt environmental changes through perceiving the changes of photoperiod. In order to investigate the mechanisms of physiological adaptation to photoperiod changes, we detected the activities of catalase (CAT), superoxide dismutase (SOD), Na^+K^+-ATPase and lactic dehydrogenase (LDH) of overwintering adults of *Chrysoperla sinica* (Tjeder) in the progress of diapause termination under the long (15L∶9D) and short photoperiods (9L∶15D) in the laboratory conditions. The CAT activity of both female and male adults reached a peak at 5 d after treatment and was higher under the long photoperiod than under the short photoperiod, with significant difference at 15 d ($P <$

基金项目：国家重点基础研究发展规划(“973”计划)项目(2013CB127605)；国家公益性行业(农业)科研专项(201303024)；山东省小麦产业技术体系项目
作者简介：陈珍珍，女，1987 年生，山东德州人，博士研究生，研究方向为昆虫生理生态，E-mail：chenzz0327@163.com
* 通讯作者 Corresponding author，E-mail：xuyy@sdau.edu.cn
收稿日期 Received：2013-05-28；接受日期 Accepted：2013-08-07

0.05) and 20 d after treatment ($P < 0.005$). However, the CAT activity was significantly lower under the long photoperiod than under the short photoperiod at 10 d after treatment ($P = 0.005$). The SOD activity of female adults was significantly lower under the long photoperiod than under the short photoperiod at 5 d after treatment ($P < 0.001$). The SOD activity of male adults under the long photoperiod was significantly higher at 5 d ($P = 0.04$), 15 d ($P < 0.001$) and 20 d after treatment ($P = 0.003$) than that under the short photoperiod. The LDH activity decreased with the time under the two photoperiods, and the activities in both treatments were significantly lower than that in adults treated for 0 d ($P < 0.001$). The results indicated that the differences of enzyme activities of *Ch. sinica* under the long and short photoperiods may be the main physiological factor triggering the content of bio-chemical substances in the adult body and reproductive status during the adult diapause termination.

Key words: *Chrysoperla sinica*; overwintering adult; diapause termination; photoperiod; catalase (CAT); superoxide dismutase (SOD); $Na^{+}K^{+}$-ATPase; lactic dehydrogenase (LDH)

光周期信号在昆虫的适应性进化中发挥着重要的作用，不适环境来临之前，昆虫能够根据光信号，来调整自己生理和行为，以适应即将到来的季节变化(Vesala and Hoikkala, 2011)。特别是在温带地区，昆虫利用光周期信号以感知预测未来的季节变化是十分重要的，对提高其越冬种群的存活率具有重要意义(Vesala and Hoikkala, 2011)。研究表明光周期可影响昆虫的多个生理活动。在已研究的有关昆虫滞育反应的500多种昆虫中，绝大多数种类的滞育与光周期有密切的关系(Tauber, 1986; Danks, 1987; Nishizuka *et al.*, 1998)。短光照诱导滞育现象已有很多研究，但现阶段对于滞育解除机制的了解仍不完全。许多研究如黄少虹等(2009)及Shintani(2011)等均发现滞育解除与光周期变化有很大关系，但也有学者认为滞育的结束与昆虫直接发育的缓慢恢复有关(Koštál, 2006; 陈珍珍等, 2013b)。Philogene 和 Mcneal(1984)发现光周期可影响昆虫的生长发育和繁殖，Fantinou(2004)也发现光照长度可直接影响昆虫的生长发育。Vesala 和 Hoikkala (2001)的研究证明短光周期可提高昆虫的耐寒性，对始红蝽 *Pyrrhocoris apterus* 的研究发现短光周期引起昆虫滞育导致的细胞膜脂变化与低温暴露导致的膜脂组成变化是相同的(Hodková *et al.*, 1999)。光周期还会影响昆虫性别比例(Bouletreau, 1976; Lees, 1990; De Block and Stoks, 2003)和体色变化(Niva and Takeda, 2002)，而长、短光周期对昆虫体内酶活性变化的影响则未见报道。

中华通草蛉 *Chrysoperla sinica*(Tjeder)属于脉翅目(Neuroptera)，草蛉科(Chrysopidae)，通草蛉属 *Chrysoperla* 天敌昆虫，一年可发生4~5代，以成虫兼性滞育越冬，滞育解除需要一定的光、温刺激和充足的食物条件。陈珍珍等(2013b)发现，中华通草蛉滞育解除过程中糖、蛋白及体内水含量均升高，体内代谢活跃，而过冷却点(SCP)和结冰点(FP)却表现出复杂的变化趋势。雌、雄成虫 SCP 和 FP 在长、短两种光周期条件下不同处理时间均呈先降后升趋势。陈珍珍等(2013a)还发现长光周期不同光照长度虽然不会影响越冬成虫滞育解除后的产卵前期和产卵历期，但是会对成虫滞育后产卵量产生显著影响。而这些生理生化和生物学的变化均可能与成虫体内酶活性变化有关。为明确光周期信号对中华通草蛉体内相关酶活性的影响，本实验研究了在长光周期(15L∶9D)和短光周期(9L∶15D)条件下，中华通草蛉自然越冬种群成虫在滞育解除过程中体内2种保护酶(CAT 和 SOD)和2种代谢酶($Na^{+}K^{+}$-ATPase 和 LDH)活力的变化，以期为更深入研究成虫的滞育发育过程对光周期的响应与适应机制打下基础。

1　材料与方法

1.1　供试虫源

中华通草蛉滞育成虫于2011年10月采于校园内一串红 *Salvia splendens* Ker-Gawler 及槐树 *Sophora japonica* L. 上。采集的成虫置于罐头瓶(11 cm × 9 cm)中，并用纱布封口于室外人工棚内自然越冬。成虫饲喂啤酒酵母干粉饲料[将啤酒酵母干粉和食糖按10∶8 (m / m)的比例混合，用研钵研细后过60目筛即成]和10%蜂蜜水。

1.2　长、短光周期条件下中华通草蛉自然越冬成虫滞育解除中的酶活性变化

试虫处理参照陈珍珍等(2013b)。于2011年12月23日，室外人工棚中随机挑取体色和个体大小基本一致的中华通草蛉滞育成虫雌、雄各150

头，分别置于20℃长光周期(15L∶9D)和短光周期(9L∶15D)的光照培养箱(LRH-150-G，广东省医疗器械厂)中饲养。于两种光照处理0，5，10，15，20，25和30 d分雌雄随机挑取10头试虫，准确称量后按质量体积比1∶100加生理盐水于匀浆器中进行研磨，得到组织匀浆，并稀释成相应倍数进行酶活性测定。酶活力测定参照赵静等(2010)，采用黄嘌呤氧化酶法测定SOD活力，采用紫外分光光度法测定CAT活力，采用定磷法测定ATP酶活力，采用2，4-二硝基苯肼法测定LDH活力。酶活力测定所用试剂均购买于南京建成生物工程公司。

1.3 数据统计与分析

利用统计软件SPSS16.0 for windows对各实验内容所得数据进行统计分析，获得平均值及标准误。对不同处理间的差异进行单因素方差分析(One-way ANOVA)和Tukey氏HSD多重比较($P<0.05$)，不同光周期差异之间的比较为t检验，不同光周期、性别及处理时间的交互作用用多因素方差分析。

2 结果与分析

2.1 长、短光周期对中华通草蛉越冬成虫滞育解除过程中保护酶活力的影响

过氧化氢酶(CAT)活性变化如图1(A，B)，长、短两种光周期下雌、雄成虫CAT活性均在处理5 d达最高值(长光周期处理雌虫：4.048±0.154 U/mg pro；短光周期处理雌虫：4.60±0.575 U/mg pro；长光周期处理雄虫：3.40±0.112 U/mg pro；短光周期处理雄虫：3.63±0.071 U/mg pro)，但均与对照无显著性差异，其余处理CAT活性均显著低于对照(长光周期处理雌虫：$F_{(5,12)}=158.02$，$P<0.001$；短光周期处理雌虫：$F_{(5,12)}=26.801$，$P<0.001$；长光周期处理雄虫：$F_{(5,12)}=99.602$，$P<0.001$；短光周期处理雄虫：$F_{(5,12)}=106.674$，$P<0.001$)。长光周期条件下雌、雄成虫均在处理10 d酶活性显著下降(雌虫：$P<0.001$；雄虫：$P<0.001$)，其后酶活性缓慢下降至处理25 d缓慢上升但与处理10 d无显著性差异(雌虫：$P=0.914$；雄虫：$P=0.684$)。短光周期处理雌、雄成虫则在处理10 d达最低值(雌虫：0.978±0.052 U/mg pro；雄虫：0.648±0.123 U/mg pro)，且显著低于其他处理($P<0.001$)。t检验发现：短光周期条件下雌、雄成虫CAT活性只在处理10 d显著低于长光周期下(雌虫：$t=-6.956$，$df=4$，$P=0.005$；雄虫：$t=-5.848$，$df=4$，$P=0.005$)。长光周期处理雌、雄成虫CAT活性在处理5，15和20 d均低于短光周期下且只在处理15和20 d差异显著(雌虫处理15 d：$t=5.267$，$df=4$，$P=0.021$；雌虫处理20 d：$t=7.414$，$df=4$，$P=0.005$；雄虫处理15 d：$t=3.026$，$df=4$，$P=0.039$；雄虫处理20 d：$t=17.37$，$df=4$，$P<0.001$)。多因素分析发现，光周期、性别及处理时间均对CAT活性变化有显著性影响，但交互作用对酶活变化影响不显著(光周期：$F_{(1,48)}=10.64$，$P=0.002$；性别：$F_{(1,48)}=61.63$，$P<0.001$；处理时间：$F_{(5,48)}=206.12$，$P<0.001$；光周期*性别*处理时间：$F_{(5,48)}=0.902$，$P=0.488$)。

超氧化物歧化酶(SOD)活性变化如图1(C，D)，长光周期条件下雌、雄成虫SOD活性均在处理10 d达最大值(雌虫：3.28±0.62 U/mg pro；雄虫：3.08±0.96 U/mg pro)且显著高于对照，其余处理均显著低于对照(雌虫：$F_{(5,12)}=223.56$，$P<0.001$；雄虫：$F_{(5,12)}=174.104$，$P<0.001$)。短光周期下雌、雄成虫则在处理5 d SOD活性达最大值(雌虫：2.74±0.36 U/mg pro；雄虫：2.46±0.31 U/mg pro)但与对照无显著性差异，其余处理SOD活性均显著低于对照(雌虫：$F_{(5,12)}=592.23$，$P<0.001$；雄虫：$F_{(5,12)}=136.23$，$P<0.001$)。t检验结果显示：短光周期条件下雌成虫处理5 d SOD活性显著高于长光周期下($t=15.54$，$df=4$，$P<0.001$)，其余处理均显著低于长光周期下(处理10 d：$t=-21.06$，$df=4$，$P<0.001$；处理15 d：$t=-17.14$，$df=4$，$P<0.001$；处理20 d：$t=-32.19$，$df=4$，$P<0.001$；处理25 d：$t=-18.05$，$df=4$，$P<0.001$)。短光周期条件下不同处理雄成虫SOD活性均低于长光周期下且于处理5 d，10 d和15 d差异显著(处理5 d：$t=-4.08$，$df=4$，$P=0.04$；处理10 d：$t=-10.97$，$df=4$，$P<0.001$；处理15 d：$t=-6.92$，$df=4$，$P=0.003$)。多因素分析发现：光周期、性别、处理时间及三者交互作用均对成虫SOD活性变化均有显著性影响(光周期：$F_{(1,48)}=427.08$，$P<0.001$；性别：$F_{(1,48)}=13.82$，$P=0.001$；处理时间：$F_{(5,48)}=693.46$，$P<0.001$；光周期*性别*处理时间：$F_{(5,48)}=46.63$，$P<0.001$)。

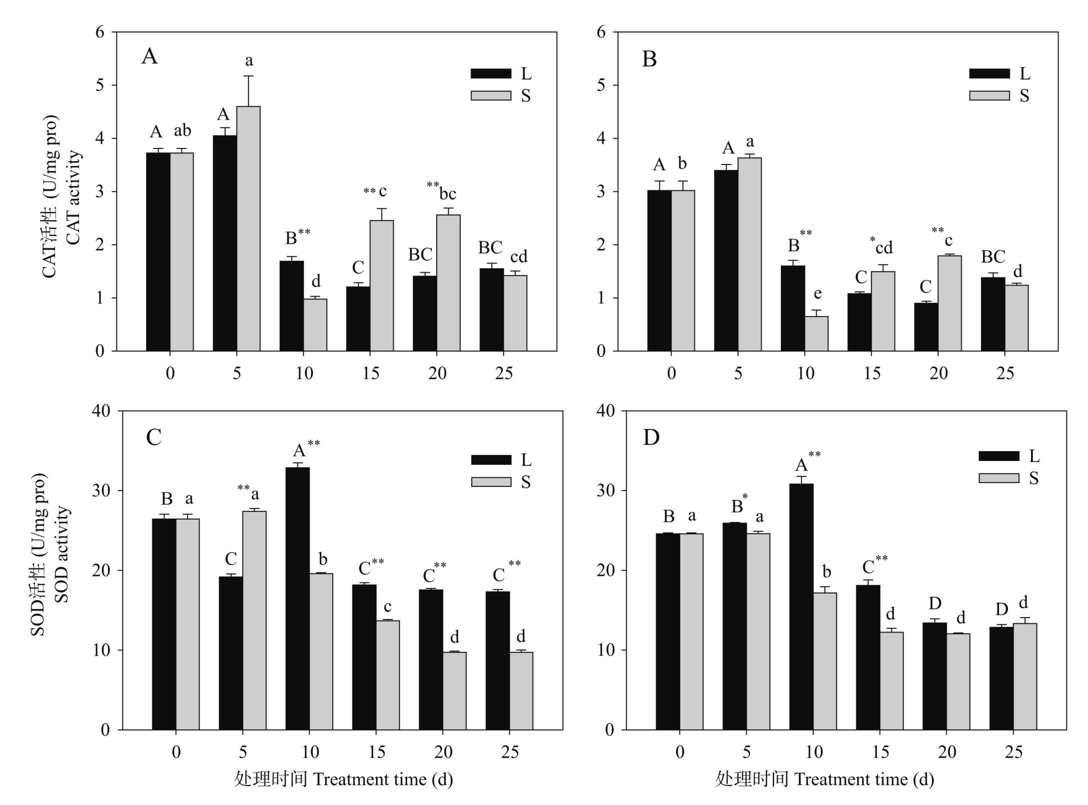


图 1　长、短光周期下中华通草蛉越冬成虫滞育解除过程中的 CAT（A，B）和 SOD（C，D）活力变化

Fig. 1　Changes of CAT（A，B）and SOD（C，D）activities in overwintering adults of *Chrysoperla sinica* during diapause termination under the long and short photoperiods at 20℃

A，C：雌性 Female；B，D：雄性 Male. L：长光周期 Long photoperiod（15L∶9D）；S：短光周期 Short photoperiod（9L∶15D）. 单星号和双星号分别表示同一处理时间长光周期与短光周期两处理间酶活性 t 检验差异显著（$P<0.05$）和极显著（$P<0.01$）；大、小写字母分别表示长、短光周期处理不同时间酶活性差异显著性（单因素方差分析和 Tukey 氏 HSD 氏多重比较，$P<0.05$）。图 2 同。The single asterisk and double asterisks indicate significant and extremely significant difference in enzymy activities between the long photoperiod treatment and the short photoperiod treatment at the same treatment time at the 0.05 and 0.01 level, respectively. Capital and lowercase letters above bars indicate significant differences among different treatment time by Tukey's HSD test（$P<0.05$）under the long photoperiod and the short photoperiod, respectively. The same for Fig. 2.

2.2　长、短光周期对中华通草蛉越冬成虫滞育解除过程中代谢酶活力的影响

Na^+K^+-ATPase 活性分析如图 2（A，B），处理不同时间雌、雄成虫 Na^+K^+-ATPase 活性呈上升-下降-上升趋势且均显著高于对照（长光周期处理雌虫：$F_{(5,12)}=505.58$，$P<0.001$；短光周期处理雌虫：$F_{(5,12)}=978.59$，$P<0.001$；长光周期处理雄虫：$F_{(5,12)}=464.28$，$P<0.001$；短光周期处理雄虫：$F_{(5,12)}=1570$，$P<0.001$）。两种光周期条件下雌、雄成虫处理 10 d Na^+K^+-ATPase 活性均达最高值（长光周期处理雌虫：3.38 ± 0.04 U/mg pro；短光周期处理雌虫：4.28 ± 0.0075 U/mg pro；长光周期处理雄虫：3.12 ± 0.023 U/mg pro；短光周期处理雄虫：3.99 ± 0.046 U/mg pro）且显著高于所有处理（$P<0.001$）。至处理 15 d Na^+K^+-ATPase 活性均下降至一个较低点后缓慢上升且处理间差异显著（$P<0.001$）。t 检验分析发现，长光周期条件下雌、雄成虫处理不同时间 Na^+K^+-ATPase 活性均高于短光周期条件下。且雌虫在处理 5 d（$t=7.332$，$df=4$，$P=0.005$），10 d（$t=21.803$，$df=4$，$P=0.002$），15 d（$t=5.183$，$df=4$，$P=0.007$），20 d（$t=15.722$，$df=4$，$P<0.001$）和 25 d（$t=18.388$，$df=4$，$P=0.002$）均差异显著，雄虫在处理 5 d（$t=5.314$，$df=4$，$P=0.03$），10 d（$t=16.713$，$df=4$，$P=0.001$），20 d（$t=4.422$，$df=4$，$P=0.038$）和 25 d（$t=11.627$，$df=4$，$P<0.001$）差异显著。多因素方差分析表明，光周期、性别、处理时间及其交互作用对 Na^+K^+-ATPase 活性变化均有显著性影响（光周期：$F_{(1,48)}=659.254$，$P<0.001$；性别：$F_{(1,48)}=229.276$，$P<0.001$；处理时间：$F_{(5,48)}=3\,052$，$P<0.001$；光周期 * 性别 * 处理时间：$F_{(5,48)}=6.113$，$P<0.001$）。

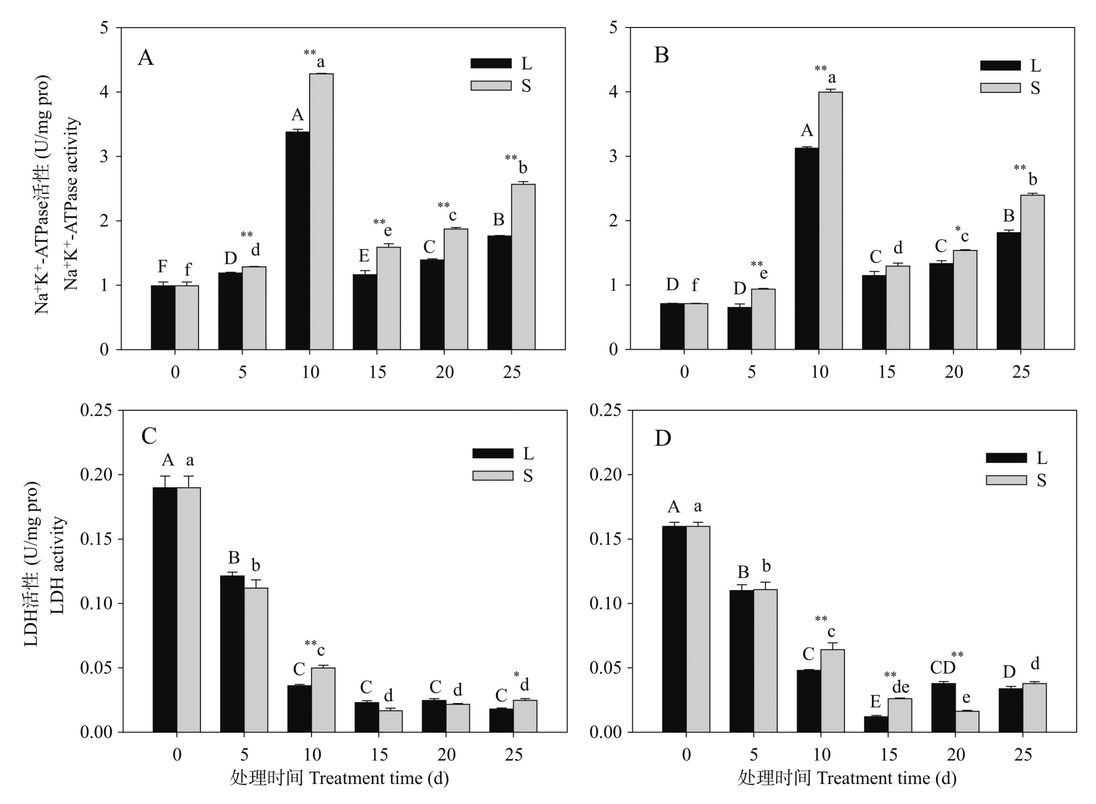


图 2 长、短光周期下中华通草蛉越冬成虫滞育解除过程中的 Na^+K^+- ATP 酶(A, B)和 LDH (C, D)活力变化

Fig. 2 Changes of Na^+K^+- ATPase (A, B) and LDH (C, D) activities in overwintering adults of *Chrysoperla sinica* during diapause termination under the long and short photoperiods at 20℃

长、短两种光周期条件下雌、雄成虫乳酸脱氢酶(LDH)活性随处理时间延长在处理 10 d 之前显著下降($P<0.001$)(图2: C, D)。雌成虫处理10 d 后不同处理间则缓慢变化且不同处理之间差异不显著。雄成虫长光周期处理 LDH 活性于 15 d 达到最低值(0.012 ± 0.001 U/mg pro),短光周期于处理 20 d 达最低值(0.0162 ± 0.00077 U/mg pro)。长、短光周期下处理 25 d LDH 活性均显著高于最低值($P=0.001$; $P=0.01$),但显著低于处理 10 d ($P=0.015$; $P=0.002$)。所有处理 LDH 活性均显著低于对照(长光周期处理雌虫: $F_{(5, 12)}=315.34$, $P<0.001$; 短光周期处理雌虫: $F_{(5, 12)}=214.34$, $P<0.001$; 长光周期处理雄虫: $F_{(5, 12)}=509.14$, $P<0.001$); 短光周期处理雄虫: $F_{(5, 12)}=254.35$, $P<0.001$)。t 检验发现,短光周期处理雌虫 LDH 活性在处理 10 d ($t=6.144$, $df=4$, $P=0.009$)和 25 d ($t=4.302$, $df=4$, $P=0.02$)显著高于长光周期处理,其余处理均低于短光周期且差异不显著。长光周期条件下雄成虫 LDH 活性于处理 10 d ($t=3.057$, $df=4$, $P=0.038$)和 15 d ($t=12.53$, $df=4$, $P=0.001$)显著低于短光周期下,而处理 20 d ($t=-12.294$, $df=4$, $P=0.001$)显著高于短光周期下,其余处理均无显著性差异。多因素方差分析表明,光周期、性别对 LDH 活性变化均无显著性影响,而不同处理时间及三者交互作用对 LDH 活性变化有显著性影响(光周期: $F_{(1, 48)}=0.655$, $P=0.422$; 性别: $F_{(1, 48)}=0.400$, $P=0.530$; 处理时间: $F_{(5, 48)}=1107$, $P<0.001$; 光周期 * 性别 * 处理时间: $F_{(5, 48)}=3.00$, $P=0.02$)。

3 讨论

SOD 与 CAT 是昆虫体内很重要的两种抗氧化酶(Felton and Summers, 1995; Wang *et al.*, 2001)。SOD 清除昆虫体内超氧化物形成氧气和过氧化氢,过氧化氢可被 CAT 进一步分解从而防止体内自由基的毒害(李周直等, 1994; Meng *et al.*, 2009; 韩武梅等, 2009)。目前对于 SOD 与 CAT 两种保护酶的研究多集中在胁迫处理如低温(Joanisse and Storey, 1996; Grubor-Lajsic *et al.*, 1997; 赵静等, 2010)、辐射(Meng *et al.*, 2009; Datkhile *et al.*, 2009; Zhang *et al.*, 2011)、有毒物质(Bolzán *et al.*,

1998；Choi *et al.*，2000；Wang *et al.*，2004）等，大部分作为一种指标来衡量有机体的抗逆性。而对生殖滞育解除及生殖发育恢复过程中，其活性是如何变化的未见报道。Grubor-Lajsic 等（1992）对水稻大螟 *Sesamia inferens* 和欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* 的研究发现滞育幼虫与非滞育幼虫体内 SOD 活性是有差异的，且家蚕卵滞育解除过程中，CAT 活性显著低于滞育卵（Zhao *et al.*，1999），而薛芳森等（1997）发现黑纹粉蝶滞育蛹体内的 CAT 活性则低于非滞育蛹。两种光周期条件下处理 10 d 后，长光周期处理的中华通草蛉雌、雄成虫 SOD 活性高于短光周期下，而 CAT 活性低于短光周期处理，则长光周期成虫体内 H_2O_2 产生高于体内分解速率。对家蚕的研究发现，外源 H_2O_2 会影响家蚕卵滞育的诱导（Zhao *et al.*，1999），H_2O_2 水平变化与滞育调控密切相关（韩武梅等，2009）。长光周期处理 10 d 后成虫产卵滞育解除，短光周期处理未完全解除滞育，这可能是造成两种光周期条件下 H_2O_2 差异的原因之一。研究发现 H_2O_2 含量对家蚕胚胎发育过程也会有一定的影响（Zhao *et al.*，1999），H_2O_2 对中华通草蛉产卵及胚胎发育过程是否有影响还需进一步研究。自由基的产生会引起有机体的衰老和死亡（Le Bourg，2001），H_2O_2 是生物体内常见的活性氧，可破坏昆虫体内蛋白、脂类和核酸分子，导致细胞损伤，调节有机体生长发育（Bienert *et al.*，2006）。中华通草蛉产卵后成虫体内 H_2O_2 的增加是否与其自身的衰老有关也需深入研究。

Na^+K^+-ATPase 存在于许多动物细胞及细胞器膜上，在离子运输、能量转换及信号转导方面有重要的作用（Emery *et al.*，1998）。中华通草蛉滞育解除过程中，ATP 酶活性逐渐增大，且在处理 10 d 有高峰值，这可能是由于中华通草蛉活跃代谢引起的。短光周期处理酶活性均高于长光周期，可能是由于短光周期处理成虫面临着生殖抑制与生殖发育的双重作用（陈珍珍等，2013b），需要更多的能量转换与信号转导所导致的。Rechsteiner（1970）对果蝇幼虫的研究发现 LDH 主要存在于肌肉组织中，小部分存在于器官芽（imaginal disc）和神经组织中，且幼虫组织中的 LDH 活性是成虫组织中的 20 倍。LDH 是糖酵解途径的关健酶之一，酶活性的增高导致体内能量代谢的提高（赵静等，2010），但 LDH 的大量释放则是细胞衰老与死亡的信号（Legrand *et al.*，1992）。这说明，LDH 活性与昆虫组织生长有很大的关系。幼虫期主要用于生长发育，体内能量代谢多用于组织生长，因此 LDH 活性比较高。而成虫期则由营养生长转为生殖生长，昆虫的各部分发育成熟且肌肉组织和神经系统停止生长，LDH 活性下降。中华通草蛉的滞育解除阶段实际上就是生长维持转为生殖发育的过程，且体内糖原等物质大量分解，导致 LDH 活性在成虫产卵前（长光周期处理 10 d）急剧下降，处理 10 d 后则变化较平缓。短光周期成虫至 25 d 产卵，处理 10 d LDH 活性显著高于长光周期处理。中华通草蛉越冬成虫体内酶活力随滞育的解除呈现出一定趋势的变化，但长、短两种光周期处理间酶活性存在一定的差异。这种差异可能是引起两种光周期处理下成虫滞育解除过程生化物质含量不同（陈珍珍等，2013b）及生殖状态的差异（陈珍珍等，2013a，2013b）的重要生理因子。不同光周期处理下成虫 SCP、FP 也会出现不同的变化（陈珍珍等，2013b），4 种酶活力的变化是否与成虫的耐寒性有相关性还需进一步深入研究。

参考文献（References）

Bienert GP，Schjoerring JK，Jahn TP，2006. Membrane transport of hydrogen peroxide. *Biochimica et Biophysica Acta*，1758：994－1003.

Bolzán AD，Bianchi NO，Bianchi MS，1998. Effects of antioxidants on streptozotocin-induced clastogenesis in mammalian and insect cells. *Mutation Research*，418：35－42.

Bouletreau M，1976. Influence de la photoperiode subie par les adultes sur la sex ratio de la descendance chez *Pteromalus puparum*（Hymenoptera；Chalcididae）. *Entomologia Experimentalis et Applicata*，19：197－204.

Chen ZZ，Li MG，Guo YN，Yin XC，Zhang F，Xu YY，2013a. Effects of photoperiod and temperature on the post-diapause biology of *Chrysoperla sinica*（Tjeder）adults in different overwintering periods. *Scientia Agricultura Sinica*，46（8）：1610－1618.［陈珍珍，李明贵，郭亚楠，印象初，张帆，许永玉，2013a. 光周期和温度对中华通草蛉不同越冬时期成虫滞育后生物学特性的影响. 中国农业科学，46（8）：1610－1618］

Chen ZZ，Zhao N，Yin XC，Zhang F，Xu YY，2013b. Physiological and biochemical changes in naturally overwintering adults of *Chrysoperla sinica*（Neuroptera：Chrysopidae）during diapause termination under two different photoperiods. *Acta Entomologica Sinica*，56（2）：120－130.［陈珍珍，赵楠，印象初，张帆，许永玉，2013b. 中华通草蛉自然越冬成虫在两种光周期下滞育解除过程中的生理生化变化. 昆虫学报，56（2）：120－130］

Choi J，Roche H，Caquet T，2000. Effects of physical（hypoxia，hyperoxia）and chemical（potassium dichromate，fentrothion）stress on antioxidant enzyme activities in *Chironomus riparius* Mg.（Diptera，Chironomidae）larvae：potential biomarkers. *Environmental Toxicology and Chemistry*，19（2）：495－500.

Danks HV，1987. Insect Dormancy：An Ecological Perspective. Biological Survey of Canada（Terrestrial Arthropods），Monograph Series. No. 1. 433 pp.

Datkhile KD，Mukhopadhyaya R，Dongre TK，Nath BB，2009.

Increased level of superoxide dismutase (SOD) activity in larvae of *Chironomus ramosus* (Diptera: Chironomidae) subjected to ionizing radiation. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C*, 149: 500 – 506.

De Block M, Stoks R, 2003. Adaptive sex-specific life history plasticity to temperature and photoperiod in a damselfly. *Journal of Evolutionary Biology*, 16: 986 – 995.

Emery AM, Billingsley PF, Ready PD, Djamgoz MBA, 1998. Insect Na^+/K^+-ATPase. *Journal of Insect Physiology*, 44: 197 – 209.

Fantinou AA, Perdikis DCH, Zota KF, 2004. Reproductive responses to photoperiod and temperature by diapausing and nondiapausing populations of *Sesamia nonagrioides* Lef. (Lepidoptera: Noctuidae). *Physiological Entomology*, 29: 169 – 175.

Felton GW, Summers CB, 1995. Antioxidant systems in insects. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 2: 187 – 197.

Grubor-Lajsic G, Block W, Telesmanic M, Jovanovic A, Stevanovic D, Baca F, 1997. Effect of cold acclimation on the antioxidant defense system of two larval Lepidoptera (Noctuidae). *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 36: 1 – 10.

Grubor-Lajsic G, Kovacevic R, Stevanovic D, Jovanovic A, Karaman I, Matavulj M, Sarac M, 1992. Activity and isozymic forms of Cu, Zn-SOD in the hemolymph of diapausing and non-diapausing *Ostrinia nubilalis* and *Sesamia cretica* caterpillars. *Zbornik Matice Srpske za Prirodne Nauke*, 83:19 – 25.

Han WM, Shi LG, Zhao LC, 2009. Effects of different incubation on expression of catalase gene in the bivoltine silkworm (*Bombyx mori*). *Acta Entomologica Sinica*, 52(6): 604 – 609. [韩武梅, 时连根, 赵林川, 2009. 不同催青方式对二化性家蚕过氧化氢酶基因表达的影响. 昆虫学报, 52(6): 604 – 609]

Hodková M, Šimek P, Zahradníčková H, Nováková O, 1999. Seasonal changes in the phospholipid composition in thoracic muscles of a heteropteran, *Pyrrhocoris apterus*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 29: 367 – 386.

Huang SH, Jiang XF, Luo LZ, 2009. Effects of photoperiod and temperature on diapause induction in the beet webworm *Loxostege sticticalis* Linnaeus (Lepidoptera: Pyralidae). *Acta Entomologica Sinica*, 52(3): 274 – 280. [黄少虹, 江幸福, 罗礼智, 2009. 光周期和温度对草地螟滞育诱导的影响. 昆虫学报, 52(3): 274 – 280]

Joanisse DR, Storey KB, 1996. Oxidative stress and antioxidants in overwintering larvae of cold-hardy goldenrod gall insects. *Journal of Experimental Biology*, 199: 1483 – 1491.

Koštál V, 2006. Eco-physiological phases of insect diapause. *Journal of Insect Physiology*, 52: 113 – 127.

Le Bourg É, 2001. Oxidative stress, aging and longevity in *Drosophila melanogaster*. *FEBS Letters*, 498: 183 – 186.

Lees AD, 1990. Dual photoperiod timers controlling sex and female morph determination in the pea aphid *Acyrthosiphon pisum*. *Journal of Insect Physiology*, 36(8): 585 – 591.

Legrand C, Bour JM, Jacob C, Capiaumont J, Martial A, Marc A, Wudtke M, Kretzmer G, Demangel C, Duval D, Hache J, 1992. Lactate dehydrogenase (LDH) activity of the number of dead cells in the medium of cultured eukaryotic cells as marker. *Journal of Biotechnology*, 25(3): 231 – 243.

Li ZZ, Shen HJ, Jiang QG, Ji BZ, 1994. A study on the activities of endogenous enzymes of protective system in some insects. *Acta Entomologica Sinica*, 37(4): 399 – 403. [李周直, 沈慧娟, 蒋巧根, 嵇保中, 1994. 几种昆虫体内保护酶系统活力的研究. 昆虫学报, 37(4): 399 – 403]

Meng JY, Zhang CY, Zhu F, Wang XP, Lei CL, 2009. Ultraviolet light-induced oxidative stress: effects on antioxidant response of *Helicoverpa armigera* adults. *Journal of Insect Physiology*, 55: 588 – 592.

Nishizuka M, Azuma A, Masaki S, 1998. Diapause response to photoperiod and temperature in *Lepisma saccharina* Linnaeus (Thysanura: Lepismatidae). *Entomological Science*, 1(1): 7 – 14.

Niva CC and Takeda M, 2002. Color changes in *Halyomorpha brevis* (Heteroptera: Pentatomidae) correlated with distribution of pteridines: regulation by environmental and physiological factors. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B*, 132: 653 – 660.

Philogene BJR, Mcneal JN, 1984. The influence on the non-diapause related aspects of development and reproduction in insects. *Photochemistry and Photobiology*, 40: 753 – 761.

Rechsteiner MC, 1970. *Drosophila* lactate dehydrogenase and α-glycerolphosphate dehydrogenase: distribution and change in activity during development. *Journal of Insect Physiology*, 16(6): 1179 – 1192.

Shintani Y, 2011. Quantitative short-day photoperiodic response in larval development and its adaptive significance in an adult-overwintering cerambycid beetle, *Phytoecia rufiventris*. *Journal of Insect Physiology*, 57: 1053 – 1059.

Tauber MJ, Tauber CA, Masaki S, 1986. Seasonal Adaptations of Insects. Oxford University Press, Oxford. 411 pp.

Vesala L, Hoikkala A, 2011. Effects of photoperiodically induced reproductive diapause and cold hardening on the cold tolerance of *Drosophila montana*. *Journal of Insect Physiology*, 57: 46 – 51.

Wang WN, Wang AL, Zhang YJ, Li ZH, Wang JX, Sun RY, 2004. Effects of nitrite on lethal and immune response of *Macrobrachium nipponense*. *Aquaculture*, 232: 679 – 686.

Wang Y, Oberley LW, Murhammer DW, 2001. Antioxidant defense systems of two lepidopteran insect cell lines. *Free Radical Biology & Medicine*, 30: 1254 – 1262.

Xue FS, Wei HY, Zhu XF, 1997. On the catalase activity in diapausing pupae of striated white butterfly. *Acta Phytophylacica Sinica*, 24(3): 204 – 208. [薛芳森, 魏洪义, 朱杏芬, 1997. 黑纹粉蝶滞育蛹体内过氧化酶活力的研究. 植物保护学报, 24(3): 204 – 208]

Zhang YP, Sun G, Yang ML, Wu HH, Zhang JZ, Song SJ, Ma EB, Guo YP, 2011. Chronic accumulation of cadmium and its effects on antioxidant enzymes and malondialdehyde in *Oxya chinensis* (Orthoptera: Acridoidea). *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 74: 1355 – 1362.

Zhao J, Chen ZZ, Qu JJ, Zhang F, Yin XC, Xu YY, 2010. Responses of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) adults to cold acclimation and the related changes of activities of the several enzymes in their bodies. *Acta Entomologica Sinica*, 53(2): 147 – 153. [赵静, 陈珍珍, 曲建军, 张帆, 印象初, 许永玉, 2010. 异色瓢虫成虫冷驯化反应及体内几种酶活力的相关变化. 昆虫学报, 53(2): 147 – 153]

Zhao LC, Hao LC, Sima YH, Shen XM, 1999. Metabolism of hydrogen peroxide in the course of embryonic development in silkworm. *Development & Reproductive Biology*, 8(2): 41 – 48.

(责任编辑: 赵利辉)